部分国产杜鹃花属植物种间可交配性及其特点

庄平

（中国科学院植物研究所华西亚高山植物园　四川都江堰市 611830）

摘要: 为了加深认识杜鹃花属植物种间杂交可育性问题, 该研究以杜鹃花属 5 亚属、3 组、17 亚组 38 种, 计 91 个可育组合及 109 个不育组合的杂交结果为依据, 通过杂交可育指标频度分析, 初步揭示了该属植物种间可交配性的分布规律。结果显示：（1）根据育性等级频度的研究, 可得到种间可交配性排序结果, A. 亚属级 常绿杜鹃亚属内杂交＞杜鹃亚属内杂交＞常绿杜鹃亚属×杜鹃亚属＞杜鹃亚属×映山红亚属＞常绿杜鹃亚属×映山红亚属＞常绿杜鹃亚属×羊踯躅亚属＞常绿杜鹃亚属×马银花亚属＞杜鹃亚属×羊踯躅亚属, B 亚组级 银叶杜鹃亚组×同亚属的其他亚组＞云锦杜鹃亚组内杂交＞云锦杜鹃亚组×银叶杜鹃亚组＞银叶杜鹃亚组×杜鹃亚属各组＞三花杜鹃亚组内杂交＞云锦杜鹃亚组×同亚属其他亚组＞云锦杜鹃亚组×杜鹃亚属各组＞常绿杜鹃亚属的其他亚组×杜鹃亚属各组。（2）种间可交配性与亲本间的亲缘关系及染色体倍性有明显的关联, 与分类系统中所反映的类群亲缘关系契合, 原始的杜鹃花属植物类群如常绿杜鹃亚属可能比较进化类群具有更广泛的可交配性。(3）坐果率、绿苗率、绿苗系数和单位可育种子数量及其等级频度能从不同的侧面反映杜鹃花属植物杂交可育性数量特征, 但也分别存在某些局限性, 建立综合评价方案和可育性等级频度指标十分重要。

关键词: 杜鹃花属，杂交亲和性，　可育性，可交配性，植物系统学

DOI：10.11931/guihaia.gxzw201712008

Crossability and its characteristic between some species of *Rhododendron* in China

ZHUANG Ping

(*West China Sub-alpine Botanical Garden, Institute of Botany*, *Chinese Academy of Sciences*. *Dujiangyan, Sichuan* 611830,China)

Abstract: To meet the fertility of inter-specific hybrid of *Rhododendron* deeply, based on 91 fertile and 109 sterile cross combinations, involving 38 *Rhododendron* species which belong to 5 subgenera, 3 sections, 17 subsections through hybridization fertile frequency analysis, the distribution rule of inter-specific crossability of the genus initially revealed in this study. The results showed that (1) according to the study on the frequency of fertility level, the results of specific hybridization between the groups can be sorted. A. subgenus: intra-subgen. *Hymenanthes*＞intra-subgen. *Rhododendron*＞subgen. *Hymenanthes*×subgen. *Rhododendron*＞subgen. *Rhododendron*.×subgen. *Tsutsusi*　＞subgen. *Hymenanthes*×subgen. *Tsutsusi*＞subgen. *Hymenanthes*×subgen. *Pentanthera*＞subgen. *Hymenanthes*×subgen. *Azaleastrum*＞subgen. *Rhododendron*×subgen. *Pentanthera*; B. subsection: subsect.

————————————————————

收稿日期：2017-12-07

基金项目: 中国科学院战略生物资源技术支撑体系专项(CZBZX-1)和四川省科技厅科技支撑计划(2013NZ0031)　[Supported by Key Special Fund for Strategic Biological Resources and Technology of Chinese Academy of Sciences (CZBZX-1); Key Planning of Scientific and Technological Office in Sichuan Province (2013NZ0031)]。

作者简介：庄平（1957.1.20），男，江苏武进，学士，研究员，植物保育（E-mail: pzhuang@ibcas.ac.cn）

Argyrophylla ×the other subsectiosns of the same subgenus＞Intra-subsect. *Fortunea*＞subsect. *Fortunea*× subsect. *Argyrophylla*＞subsect. *Argyrophylla*×subsectiosns of subgen. *Rhododendron*　＞intra-subsect. *Triflora*＞subsect. *Fortunea*×the other subsectiosns of the same subgenus＞subsect. *Fortunea*×subsectiosns of subgen.

Rhododendron ＞the other subsectiosns of subgen. *Hymenanthes*×subsectiosns of subgen. *Rhododendron*. (2) inter-specific crossability was obvious relevance to the genetic relationship and chromosome ploidy of the parents and correspond to the relationship of plant systematic of *Rhododendron*, and the original group, such as subgen. *Hymenanthes,* has more extensive crossability than more advanced one. (3) capsul set rate, green seedling rate, green seedling coefficient, unit number of fertility seed and their class frequency reflect a fertile quantity characteristic of *Rhododendron* hybrid from different side, but some limitation. It is very important that the system of comprehensive assessment and the index of fertile level frequency are set.

Key words: cross compatibility，fertility， crossability， plant systematics， *Rhododendron*

可交配性（crossability）是育种学家常用的术语，其内涵包括了交配是否亲和及其后代是否可育的概念（孟金陵等, 1997）。有关杜鹃花属种间自然与人工杂交的可交配性研究表明，在该属植物的同一亚属的（亚）组内（张长芹等,1998; Tagane et al, 2008; Milne et al, 2003）、（亚）组间（Williams et al, 1990; Rouse et al， 1993; 张敬丽等, 2007; Zhang et al, 2007; Zha et al, 2010; Ma et al, 2010）和亚属间（Kenji et al, 2000, 2006; Akihide et al, 2004; Nobuo et al, 2008）均有部分研究。

Williams et al（1990）和 Rouse et al（1993）认为，越桔杜鹃组（sect. *Vireya*）的各亚组间和亚组内的种类之间杂交几乎无杂交障碍，并育成了包括 ‘Wattle Bird’、 ‘Liberty’等十余个著名的园艺杂交品种。而组间的杂交包括温性的拟着生杜鹃组（sect. *Pseudovireya*）与越桔杜鹃组、越桔杜鹃组与杜鹃组（sect. *Rhododendron*）的许多正反交试验，表现了明显的杂交障碍。而有关树形杜鹃亚组（subsect. *Arborea*）的马缨花（*R. delavayi*）分别与大白杜鹃（*R. decorum*）、露珠杜鹃（*R. irroratum*）和蓝果杜鹃（*R. cyanocarpum*）天然杂交的报道（张敬丽等 2007, Zhang et al, 2007; Zha et al,2010; Ma, et al, 2010）和露珠杜鹃×马缨花、粗柄杜鹃（*R. pachypodum*）×基毛杜鹃（*R. rigidum*）的人工杂交（张长芹等, 1998）结果则为我们提供了常绿杜鹃亚属内及杜鹃亚属不同类群杂交部分可育的证据。而 Tom et al（2007）的研究则涉及到了映山红亚属（subgen. *Tsutsusi*）栽培种与杜鹃花属其它亚属或组的种间杂交问题，如杜鹃亚属（subgen. *Rhododendron*）及越桔杜鹃组, 常绿杜鹃亚属（subgen. *Hymenanthes*）, 羊踯躅亚属(subgen. *Pentanthera*)等，结果表明可得到有生活力苗木的组合包括映山红亚属×杜鹃亚属的正反交和常绿杜鹃亚属×映山红亚属与越桔杜鹃亚组×映山红亚属（subgen. Tsutsusi）的单向交配。Nobuo et al（2008）还成功地进行了映山红亚属的（*R. nakaharae*）同羊踯躅亚属几个种的杂交。

Rouse et al（1993）总结到，羊踯躅亚属、映山红亚属等被统称为 Azalea 的类群间杂交多少可以亲和，但通常植株弱，后代不能进入花期；常绿杜鹃亚属与上述 Azalea 的类群间杂交的资料极其匮乏，无鳞类杜鹃与有鳞类杜鹃杂交通常存在生殖隔离障碍，很难形成种子；越桔杜鹃亚组与 Azalea 的类群间杂交偶尔可产生后代，但后代的花通常败育，杜鹃组植物作为父本与 Azalea 交配则可能产生有生活力的种子，但幼苗羸弱，通常在开花前即死去。Williams et al（1990）也强调，有鳞类与无鳞类杜鹃杂交困难。

笔者注意到，迄今为止在常绿杜鹃亚属和杜鹃亚属，这两个在我国分布类群与种类最多的亚属中，其亚属内与亚属间不同类群与种类杂交的报道依然较少，且鲜见此两亚属与其他杜鹃花亚属杂交的研究，尤其是马银花亚属与其他亚属杂交仍为空白。前面已分类群介绍了有关杂交育性情况及不亲及与败育分布(庄平, 2018d)，下面从可交配性角度，利用育性指标的频度比较分析方法，进一步探讨杜鹃花属植物种间杂交的可育性问题。

1 材料与方法

1.1 材料与组合

本研究所选用材料与自然授粉及自交授粉材料的相应种类为同一来源和保育地点（庄平, 2017a, 2017b）。包括杜鹃花属植物 38 种，分属 5 亚属、3 组、17 亚组，共计 200 个杂交组合，其中不育组合 109 个，可育组合 91 个（庄平, 2018d）。

1.2 方法

1.2.1 育性指标阈值与权重分配（表 1）

表 1 杜鹃花育性指标等级与权重分配表

Table 2 the fertile index grades and their weight allocation

指标 Index	低 Low		中 Middle		高 High	
	阈值 Threshold	分值 Score	阈值 Threshold	分值 Score	阈值 Threshold	分值 Score
绿苗率 Green seedling (Gs)（%）	0＜Gs＜10	1.0	10≤Gs＜50	3.0	Gs≥50	5.0
绿苗系数 Green seedling coefficient (Gc)	0＜Gc＜0.6	0.5	0.6≤Gc＜0.9	1.5	Gc≥0.9	2.0
坐果率 Capsul set (St)（%）	0＜St＜20	0.5	20≤St＜40	1.0	St≥40	1.5
单位能育种子数 Unit number of fertility seed (Sf)	0＜Sf＜20	0.5	20≤Sf＜200	1.0	Sf≥200	1.5

1.2.2 育性指标等级频度分析

以表 2 划分的高、中、低阈值为标准，以各杂交组合的各类育性指标值作为依据，计算各类群杂交组合育性指标等级频度。其中：

（1）可育频度 Fer（%）＝（可育组合数/类群组合数）×100；

（2）坐果频度 Fst（%）＝（座果组合数/类群组合数）×100；

（3）绿苗等级率频度 Fgs（%）＝（某等级绿苗率组合数/类群组合数）×100；

（4）绿苗系数等级频度 Fgc（%）＝（某等级绿苗系数组合数/类群组合数）×100；

（5）单位可育种子量等级频度 Fsf（%）＝（某等级单位可育种子量组合数/组合数量）×100。

1.2.3 杂交可交配性综合评价等级频度分析

杂交可交配性综合评分（表 1）划分为 4 个等级，即：0≤无＜2.5、2.5≤低＜5、5≤中＜8、高≥8，其对应的称谓或可为不育型、弱育型、能育型、高育型。分别计算出某一类群组合数量条件下各可育等级的频度分布。

2 结果与分析

2.1 坐果与可育频度分布比较分析

在本次试验涉及的 200 个杂交组合中，能不同程度坐果的组合 117 个，而最终可育的组合为 91 个，因此约有 13%的组合能座果而不育。有 5 个类群组合如云锦杜鹃亚组（subsect. *Fortunea*）内、银叶杜鹃亚组（subsect. *Argyrophylla*）×同亚属的其他 4 个亚组（Hst）、云锦杜鹃亚组×杜鹃亚属和杜鹃亚属×映山红亚属及常绿杜鹃亚属×羊踯躅亚属的杂交坐果率与可育数量值为一致，其余 10 类杂交组合的坐果率与可育数均存在不同程度的差异。可以看出，常绿杜鹃亚属内的杂交坐果率与可育组合数量差异小，而杜鹃亚属内杂交组合的相应差异较大，而在亚属间杂交情况下座果率与可育数量的差异更大，其中

Hst×RH、HY×AZ 和 HY×TS 等组合的表现尤其如此（图 1）。结果说明，坐果率作为度量可交配性的一个常用指标，虽然在一定程度上反映了交配的亲和性，但并不意味着一旦坐果便一定可育，尤其不能揭示受精后败育的情形，在远缘杂交与有（杜鹃亚属的某些种类）多倍体亲本介入的情况下尤为如此。

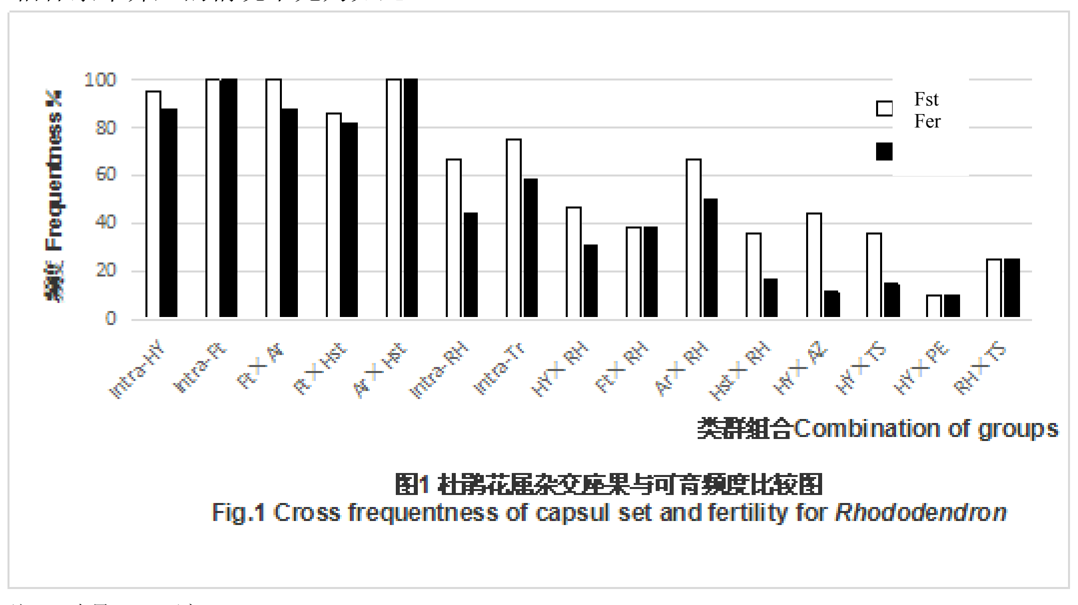


图1 杜鹃花属杂交座果与可育频度比较图
Fig.1 Cross frequentness of capsul set and fertility for *Rhododendron*

注: Fst.坐果；Fer.可育。

Note：Fst. Capsul set, Fer.Fertility.

2.2 绿苗率频度分布比较分析

绿苗率频度分布数据表明（图 2），各类群杂交组合的高（Gs≥50）、中（10≤Gs＜50）、低（0＜Gs＜10）绿苗率频度分布大致可归纳为 3 种情况。其一，无低等级绿苗率组合出现，以高或中等级绿苗率频度占优，常绿杜鹃亚属内及云锦等级亚组内和该亚属内不同亚组间的异种杂交均如此，有时还出现杂交后代绿苗率高于母本自然授粉的绿苗率的情况其二，高、中、低绿苗率均有出现但其频度偏低，在杜鹃亚属内、三花杜鹃亚组（subsect. *Triflora*）内、常绿杜鹃亚属与杜鹃亚属的杂交组合中通常出现这类情况；其三，无高等级绿苗率组合出现，仅有中或低等级绿苗率频度且其频度低，此类情况出现在常绿杜鹃亚属与马银花亚属（subsect. *Azaleastrum*）、映山红亚属、羊踯躅亚属间的杂交中，也见于杜鹃亚属×映山红亚属的杂交中。

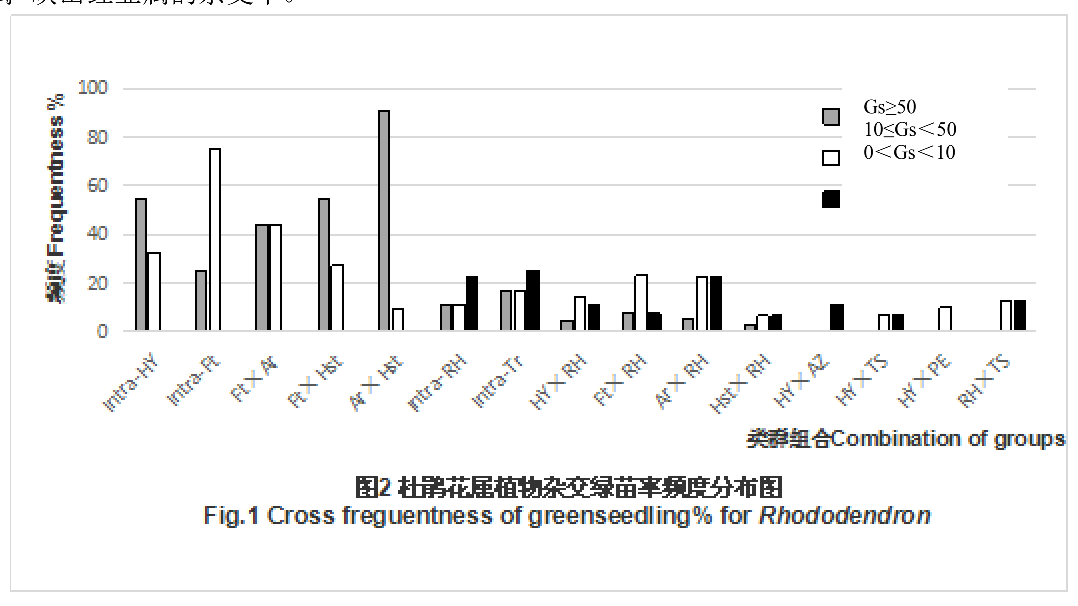


图2 杜鹃花属植物杂交绿苗率频度分布图
Fig.1 Cross freguentness of greenseedling% for *Rhododendron*

注: Gs.绿苗率。

Note: Gs.Green seedling rate.

2.3 绿苗系数频度分布比较分析

绿苗系数频度分布与绿苗率频度分布相似（图 3），其不同点为：在第一类情况下，高绿苗系数频度占更大比例；第二类情况下，高绿苗系数频度值有明显增加，而三花杜鹃亚组内和常绿杜鹃亚属的其他亚组成分（Hst）×杜鹃亚属的组合中未出现低等级绿苗系数组合；在第三类情况下，大多类群组合的可育等级有所提高，但常绿杜鹃亚属×马银花亚属仅有低绿苗系数等级出现。比较而言，败育苗比例偏高的情况通常出现在杜鹃亚属内异种杂交、常绿杜鹃亚属×杜鹃亚属及云锦等级亚组×杜鹃亚属、银叶杜鹃亚属（subsect. *Argyrophylla*）×杜鹃亚属和常绿杜鹃亚属×马银花亚属的杂交中。

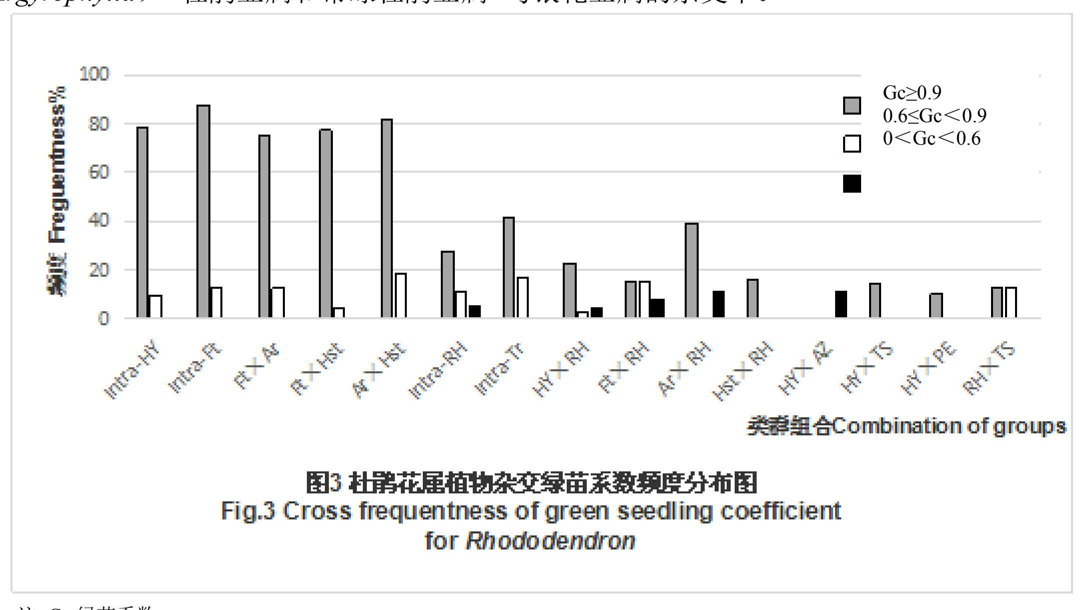


图3 杜鹃花属植物杂交绿苗系数频度分布图
Fig.3 Cross frequentness of green seedling coefficient for *Rhododendron*

注: Gc.绿苗系数。

Note: Gc. Green seedling coefficient.

2.4 单位可育种子量频度分布比较分析

在杜鹃花属植物种间杂交情况下，单位可育种子量频度高（Sc≥200）、中（20≤Sc＜200）、低（0＜Sc＜20）分布主要包括以下情况（图 4）：（1）高、中、低等级可育种子量均有不同程度的频度分布，以高、中等级频度比例较高，常绿杜鹃亚属内及云锦等级亚组内和该亚属内不同亚组间的异种杂交均如此；（2）只有低及中等级频度分布并以低等级频度分布占优，在杜鹃亚属内、三花杜鹃亚组内、常绿杜鹃亚属与杜鹃亚属的杂交组合中出现这类情况；（3）只有低等级频度分布或中等级频度分布，前一类情况出现在常绿杜鹃亚属×马银花亚属和常绿杜鹃亚属×映山红亚属的杂交组合中，后一类情况出现在常绿杜鹃亚属×羊踯躅亚属和杜鹃亚属×映山红亚属的杂交组合中。

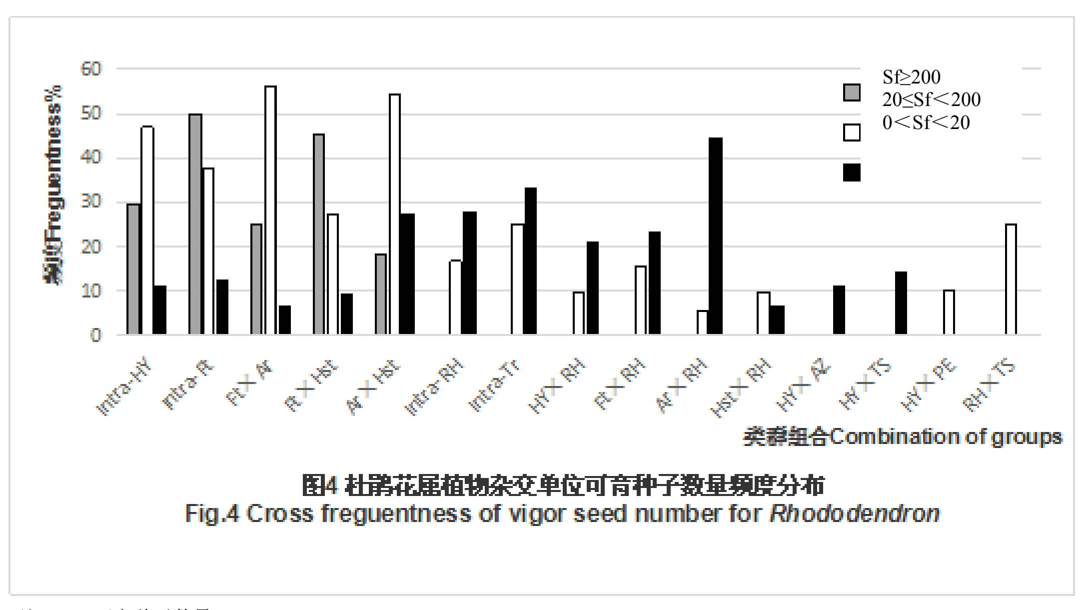


图4 杜鹃花属植物杂交单位可育种子数量频度分布

Fig.4 Cross freguentness of vigor seed number for *Rhododendron*

注 Note: 可育种子数量 unit number of fertile seed.

2.5 育性等级频度比较分析

将本次研究所涉及的200个各类群的杂交组合，按综合分值和高（H≥8）、中（5≤M<8）、低（2.5≤L<5）可育和不育（0≤N<2.5）的数值划分转化为杂交育性等级频度分布图（图5）表明，育性等级偏高的类群杂交组合仍是常绿杜鹃亚属内及其亚组内和其亚组间的杂交，其中银叶杜鹃亚组×同亚属其他亚组的可育性频度极高；而杜鹃亚属内及三花等级亚组内、常绿杜鹃亚属×杜鹃亚属的各类杂交的不育或弱可育组合明显增加；而杜鹃亚属×映山红亚属、常绿杜鹃亚属×羊踯躅亚属和常绿杜鹃亚属×马银花亚属杂交中已无高可育情况出现。此外，映山红亚属×羊踯躅亚属的正交可勉强达到中等可育水平，而映山红亚属×马银花亚属（1组合）、杜鹃亚属×马银花亚属（5组合）、杜鹃亚属×羊踯躅亚属（6组合）均只有不育等级出现。

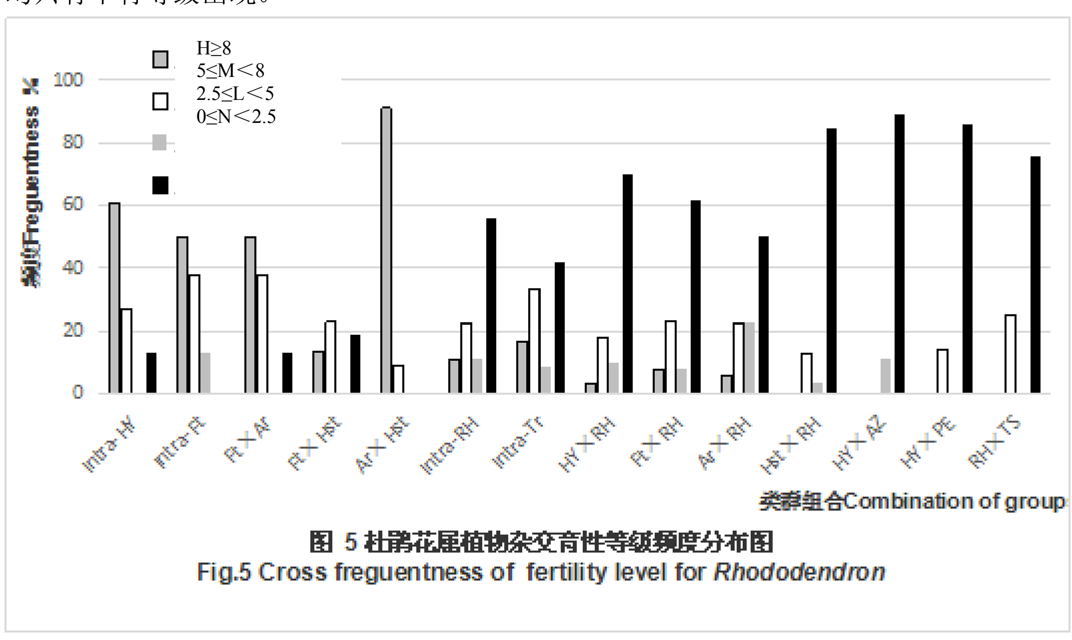


图 5 杜鹃花属植物杂交育性等级频度分布图

Fig.5 Cross freguentness of fertility level for *Rhododendron*

注：不育型 0≤N<2.5, 弱育型 2.5≤L<5, 能育型 5≤M<8, 高育型 H≥8.

Note: sterility 0≤N<2.5, weak fertility 2.5≤L<5, fertility 5≤M<8, high fertility H≥8.

3 结论与讨论

3.1 根据可育性等级频度分析进行本次杜鹃花属类群间的可交配性排序

亚属级 常绿杜鹃亚属内杂交＞杜鹃亚属内杂交＞常绿杜鹃亚属×杜鹃亚属＞杜鹃亚属×映山红亚属＞常绿杜鹃亚属×映山红亚属＞常绿杜鹃亚属×羊踯躅亚属＞常绿杜鹃亚属×马银花亚属＞杜鹃亚属×羊踯躅亚属；

亚组级 银叶杜鹃亚组×同亚属的其他亚组（Hst）＞云锦杜鹃亚组内杂交＞云锦杜鹃亚组×银叶杜鹃亚组＞银叶杜鹃亚组×杜鹃亚属各组＞三花杜鹃亚组内杂交＞云锦杜鹃亚组×同亚属其他亚组＞云锦杜鹃亚组×杜鹃亚属各组＞常绿杜鹃亚属的其他亚组（Hst）×杜鹃亚属各组。

3.2 杜鹃花属种间杂交可交配性与其亲本间的亲缘关系及染色体倍性关联，同分类系统的类群关系契合，原始类群可能具有更广泛的可交配性

根据上述排序和有关坐果率、绿苗率、绿苗系数、单位可育种子数量和可育性等级频度分析，并在有关不亲和与败育研究结果（庄平, 2018d）的基础上，进一步说明亲本间的亲缘关系与杜鹃花属种间可交配性存在密切关联，而多倍体的介入会增加杂交障碍（庄平, 2018b, 2018c）。研究结果还显示：

（1）可交配性与分类系统中（Chamberlain DF et al, 1996; 方瑞征, 闵天禄, 1995, 闵天禄, 方瑞征. 1990）所反映的类群亲缘关系契合。这说明有关形态分类系统的确较好地反映了类群及其种间的亲缘关系，按形态分类系统预测具体类群、种类及其之间的可交配性存在合理性。同时，也出现了银叶杜鹃亚组×同亚属的其他亚组（Hst）＞云锦杜鹃亚组内杂交的例外情况，有关研究尚待进一步的数据支持。

（2）原始的杜鹃花类群可能具有更广泛的可交配性。原始的常绿杜鹃亚属与其余 4 个亚属之间杂交均显示了不同程度的可交配性，尤其是该亚属最原始的云锦杜鹃亚组中的腺果杜鹃 *R. davidi*、越峰杜鹃 *R.yuefengense*、大白杜鹃 *R. decorum* 分别与马银花亚属的长蕊杜鹃 *R. stamineum*、映山红亚属的映山红 *R.simsii* 和羊踯躅亚属的羊踯躅 *R. molle* 组合间不同程度的可交配性，以及该亚属中等进化程度的银叶杜鹃亚组的繁花杜鹃 *R. floribundum* 与映山红的可交配性即是佐证（庄平, 2018c），Richard 等（2010）则认为野外常绿杜鹃亚属内随机交配情况普遍。

3.3 可育性指标的特征、意义与局限性

坐果是一项常用的可育性指标。但研究表明，杜鹃花属植物的坐果频度往往高于可育频度，因而不能准确地反映该属植物种间杂交的可育性面貌。在所研究的 15 类杂交组合中（图 1），有 10 类组合的坐果频度高于可育频度，尤以常绿杜鹃亚属的其他亚组（Hst）×杜鹃亚属、常绿杜鹃亚属分别×马银花亚属和映山红亚属为盛，因此如果没有其他可育性指标的配合则仅采用坐果指标很难判断组合的可育性。

绿苗率、绿苗系数和单位可育种子数量及其等级频度能从不同的侧面反映杜鹃花属植物杂交可育性数量特征，但也分别存在某些局限。绿苗率及其等级频度无疑是杜鹃花属植物研究中的一项最重要的相对数量指标，但其缺陷是不能反映可育性的绝对量和败育苗的数量和比率；绿苗系数及其等级频度是比较自然授粉与杂交苗木质量的相对指标，但同样不能反映可育性的绝对量，且该指标的灵敏度较差；单位可育种子量及其等级频度则是可育性绝对量指标，但鉴于不同类群和种类的杜鹃花属植物及其杂交组合的单位种子绝对量存在巨大的类群和种间差异，因而使用时需要认真斟酌。

本研究注意到了上述 4 项指标的特征、意义和局限性，并在有关等级划分和权重分配的基础上，建立了综合评价与可育性等级频度指标量化体系，从而避免了单一指标的局限性比较综合与客观地回答了杜鹃花属植物的可交配性问题，但该体系尚需完善。笔者认为，在

今后的研究中，可考虑适当增加单位可育种子量而适当减少绿苗系数的权重。

致谢：本研究田间与室内试验和数据采集工作由李烨与唐桂英女士完成，英文摘要得到高贤明研究员的倾力帮助，峨眉山生物试验站为本研究给予了大力支持，在此一并致谢！

参考文献

AKIHIDE O, KENICHI S, 2004. Cross incompatibility between *Rhododendron* seat.*Tsutsusi* species and *Rhododendron japonicum* (A.Gary) T. V. Suringar f. *flavum* Nakai[J]. J Japan Soc Hort Sci，73 (5): 453-459.

CHAMBERLAIN DF, HYAM R, ARGENT G, et al, 1996. The genus *Rhododendran*, its classification and synonymy[J]. Royal Bot Garden Edinburgh, Edinburgh

FANG RZ, MIN TL. 1995. The floristic study on the genus *Rhododendron*[J]. Acta Botanica Yunnan, 17 (4): 359-379 .[方瑞征, 闵天绿.1995. 杜鹃属植物区系的研究[J]. 云南植物研究,17(4): 359~379]

KENJI U, MIYOKO K and IKUO M. 2000. Factors of intersectional unilateral cross compatibility between several evergreen azalea species and *Rhododendron japonicum* f. *flavum* [J]. Japan Soc Hort Sci, 69(3): 261-265.

KENJI U, YOSHIKO T, YUKA T, et al, 2006.Cross compatibility of intersubgeneric hybrids of azaleas on backcross with several evergreen species[J]. Japan Soc Hort Sci, 75 (5): 403-409.

MA YP, ZHANG CQ, ZHANG JL， et al, 2010. Natural hybridization between *Rhododendron delavayi* and *R. cyanocarpum* (Ericaceae), from morphological, molecular and reproductive dvidence[J]. J Integr Plant Biol, 52 (9): 844-851.

MENG JL,1997. Genetics of plant reproduction[M], Beijing: Science Press: 296-357[孟金陵等主编, 1997, 植物生殖遗传学[M].北京: 科学出版社: 296-357.

MILNE RI, TERZIOGLU S, ABBOTT RJ, 2003. A hybrid zone dominated by fertile F1s: maintenance of species barriers in *Rhododendron* [J]. Mol Ecol, 12: 2719–2729.

MIN TL, FANG RZ. 1990. The Phylogeny and evolution of genus *Rhododendron*[J].Acta Bot Yunnan, 12(4): 353-365 [闵天绿, 方瑞征. 1990. 杜鹃属的系统发育与进化[J]. 云南植物研究, 12 (4): 353-365]

NOBUO K, DAIKI M, AKIRA N, et al, 2008. Attaining inter- subgeneric hybrids in fragrant azalea breeding and the inheritance of organelle DNA [J]. Euphytica，159: 67-72.

RICHARD IM, CHANTEL D, RUBY P, et al, 2010. Phylogeny of *Rhododendron* subgenus *Hymenanthes* based on chloroplast DNA markers: between-lineage hybridization during adaptive radiation? [J].Plant Syst Evo, 285: 233-244.

ROUSE JL, KNOX RB, Williams EG, 1993. Inter-and intraspecific pollinations involving *Rhododendron* species[J]. J Am Rhodo Sic, 47: 23-28.

TAGANE S, HIRAMATSU M, OKUBO H. 2008. Hybridization and asymmetric introgression between *Rhododendron eriocarpum* and *R. indicum* on Yakushima Island, southwest Japan[J]. J Plant Res, 121: 387-395.

TOM E, ELLEN DK, JOHAN VH ,et al, 2007. Application of embryo rescue after interspecific crosses in the genus *Rhododendron*[J]. Plant Cell Tiss Organ Cult, 89:29–35

WILLIAMS EG, Rouse JL, Palser BF et al,1990. Reproductive biology of *Rhododendron*[J]. Hort Rev，12: 1-67.

ZHA HG, MILNE RI, SUN H. 2010. Asymmetric hybridization in *Rhododendron agastum:* a

hybrid taxon comprising mainly F1s in Yunnan, China[J]. Ann Bot, 105: 89-100.
ZHANG CQ, FENG BJ, LV YL. 1998. Hybridization study of the genus *Rhododendron*[J]. Acta Bot Yunnan, 20, 94-96 (in Chinese).[张长芹, 冯宝钧, 吕元林. 1998. 杜鹃花属植物的杂交研究, 云南植物研究, 20: 94- 96]
ZHANG JL, ZHANG CQ, GAO LM, et al, 2007. Natural hybridization origin of *Rhododendron agastum* (*Ericaceae*) in Yunnan, China: inferred from morphological and molecular evidence[J].J Plant Res, 120: 457- 463.
ZHANG JL, ZHANG CQ, WU ZQ, et al, 2007. The potential roles of interspecific pollination in natural hybridization of *Rhododendron* species in Yunnan, China[J]. Biodivers Sci,15: 658-665.[张敬丽, 张长芹, 吴之坤, 乔琴. 2007. 探讨种间传粉在杜鹃花属自然杂交物种形成中的作用[J].生物多样性, 15: 658-665.]
ZHUANG P, 2017a. Natural pollination of 37 *Rhododendron* species under *ex situ* conservation [J], Guihaia, 37（8）: 947-958 [庄平, 2017. 37种杜鹃花属植物在迁地保育下的自然授粉研究[J], 广西植物, 37（8）: 947- 958]
ZHUANG P, 2017b. Self- fertilization of 32 *Rhododendron* species under *ex situ* conservation [J], Guihaia,37（8）: 959-968.[庄平, 2017. 32 种杜鹃花属植物在迁地保育条件下的自交研究[J], 广西植物,37（8）: 959-968]
ZHUANG P, 2018a. Cross fertility of intra-subgen. *Hymenanthes* of 23*Rhododendron* species [J], Guihaia，http://kns.cnki.net/kcms/detail/45.1134.Q.20170816.1803.002.html [庄平, 2018a. 23 种常绿杜鹃亚属植物种间杂交的可育性研究 [J], 广西植物, http://kns.cnki.net/kcms/detail/45.1134.Q.20170816.1803.002.html]
ZHUANG P, 2018b. Preliminary study on the cross fertility of intra-subgen. *Rhododendron* of 10 *Rhododendron* species [J], Guihaia，http://kns.cnki.net/kcms/detail/45.1134.Q.20170918.0907.004.html [庄平, 2018b. 10 杜鹃亚属植物种间杂交的可育性初步研究 [J], 广西植物, http://kns.cnki.net/kcms/detail/45.1134.Q.20170918.0907.004.html]
ZHUANG P, 2018c. Study on the cross fertility of the inter-subgenera of 32 *Rhododendron* species[J], Guihaia，http://kns.cnki.net/kcms/detail/45.1134.Q.20180110.1343.004.html [庄平, 2018c. 32 种杜鹃花属植物亚属间杂交的可育性研究 [J], 广西植物, http://kns.cnki.net/kcms/detail/45.1134.Q.20180110.1343.004.html]
ZHUANG P, 2018d. Study on the distribution of hybrid incompatibility and sterility of *Rhododendron* [J], Guihaia，http://kns.cnki.net/kcms/detail/45.1134.Q.20180111.1125.008.html [庄平, 2018d. 杜鹃花属植物杂交不亲和与败育分布研究[J], 广西植物, http://kns.cnki.net/kcms/detail/45.1134.Q.20180111.1125.008.html]